

## LE DÉVELOPPEMENT

D'*HYGROTRAMA ATROPUNCTA* (PERS. : FR.) SING.

par A.F.M. REIJNDERS\*

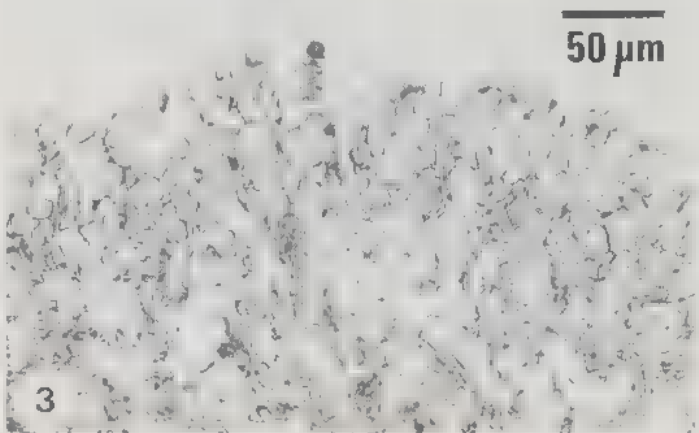
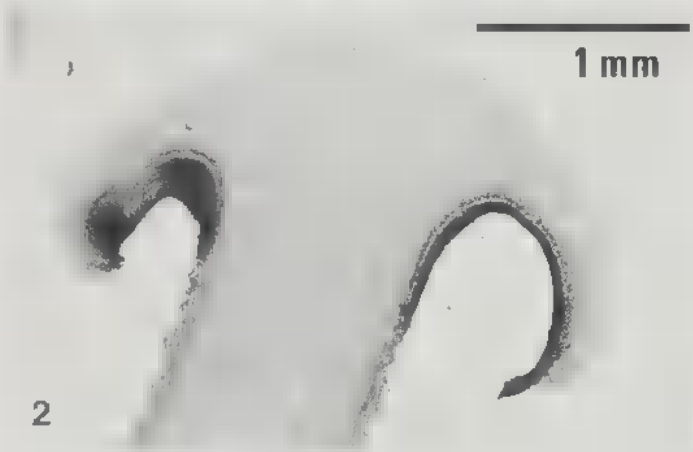
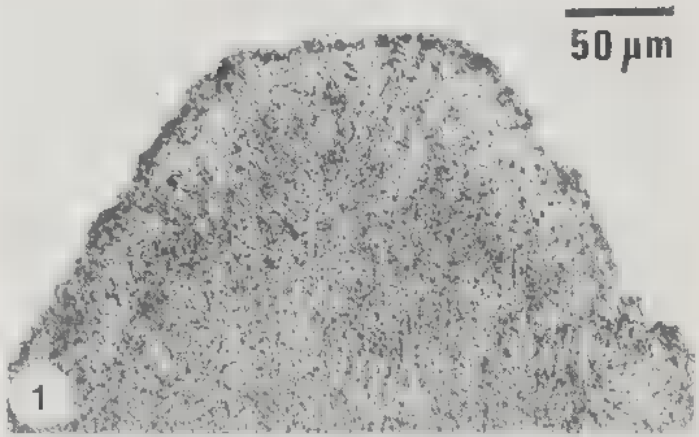
RÉSUMÉ. — *Hygrotrama atropuncta* (Pers. : Fr.) Sing. est stipitocarpe et monovelangiocarpe. Le revêtement piléique celluleux est une différenciation du voile universel, mais modifiée au niveau du pileus. La trame des lames accuse une structure irrégulière secondaire qui se présente chez maints groupes d'Agaricales évolués.

SUMMARY. — *Hygrotrama atropuncta* (Pers. : Fr.) Sing. is stipitocarpous and monovelangiocarpous. The cellular surfacelayer of the pileus is in fact a differentiation of the universal veil, which has been modified only over the cap. The hymenophoral trama has a secondary irregular structure, which occurs in many groups of higher evolved Agaricales.

Le genre *Hygrotrama* a été créé par R. SINGER. On admet généralement une affinité avec les genres *Camarophyllus* et *Hygrocybe* et SINGER pense que *Hygrotrama* occupe une position intermédiaire. Cet ensemble d'espèces se distingue en premier lieu par le prétendu hyméniderme. D'autres caractéristiques comme les pigments, la forme des spores, l'adhérence des lames au pied, l'absence de boucles et surtout la structure de la trame des lames sont également importantes, quoique toutes les espèces qu'on a réunies dans ce genre, ne soient pas absolument identiques sous tous ces rapports.

La trame des lames a été décrite par SINGER en ces termes : « regular or subregular, sometimes a mediostratum and a lateral stratum differentiated but hyphae of the lateral stratum (excepting the primordium) not divergent ». SINGER dit du développement (1975 : 202) : « Unknown, but not always gymnocarpous » et « Veil either entirely absent or fugacious ».

\* De Schuilenburgh 72, Amersfoort. Pays Bas.



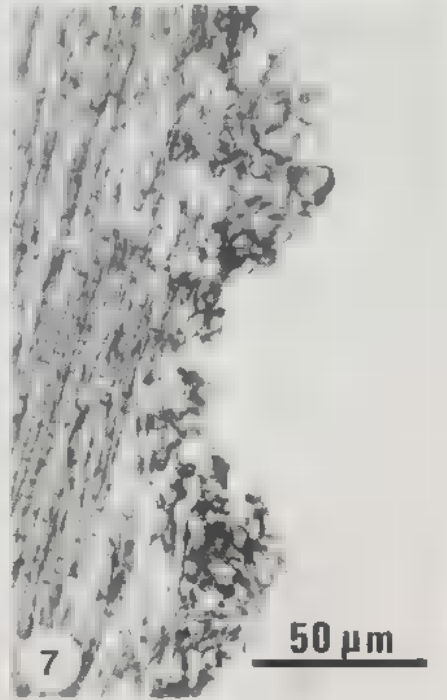
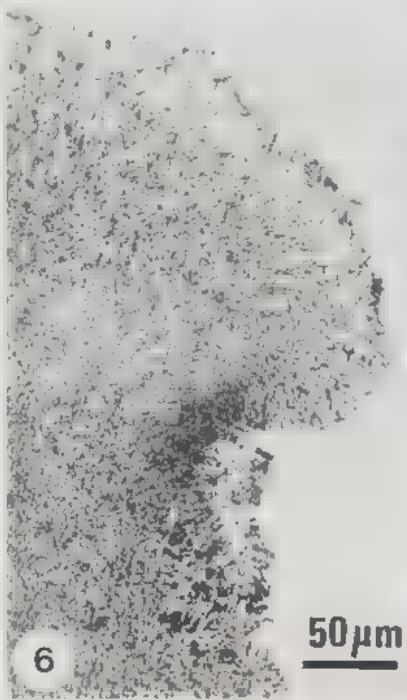
KUHNER (1980 : 694 et suiv.) ■ considéré largement ce genre dans son grand travail de synthèse : Les Hyménomycètes agaricoïdes. Il relève surtout la différence entre les espèces en question quant à la trame des lames selon p. ex. HESLER et SMITH : chez la plupart des espèces celle-ci est irrégulière contrairement à ce que dit SINGER mais chez quelques-unes elle serait régulière. La mise à part de *Hygrotrama* aiderait donc à mieux définir *Camarophyllus* (à trame irrégulière) et *Hygrocybe* (à trame régulière).

Par suite de plusieurs caractéristiques spéciales et collectives, KUHNER pense que *Hygrotrama* représente un genre très évolué, dont même l'affinité avec les Hygrophores n'est pas parfaitement établie. Avant de nous étendre plus en détail sur ces questions, nous examinerons le développement, inconnu jusqu'à présent.

1. Le plus jeune stade dont nous avons photographié la partie supérieure (fig. 1) se compose d'une colonnette assez étroite d'une longueur de  $690\mu\text{m}$  et d'une largeur de  $466\mu\text{m}$ , là où elle atteint sa plus grande largeur. Elle consiste en des hyphes parallèles, minces (d.  $2-3\mu\text{m}$ ) qui accusent une orientation axiale. Mais le corpuscule est entouré d'une zone (largeur  $\pm 50\mu\text{m}$ ) à hyphes plus enchevêtrées et plus lâches, sauf dans la partie périphérique qui se dessine sur la photo comme une gaine foncée où les hyphes se serrent par pressions ou dessiccation. Quoique le diamètre des hyphes dans la couche lâche ne diffère pas notablement de celui des autres hyphes génératrices, on y trouve beaucoup d'extrémités en massue (d.  $-5\mu\text{m}$ ). Par sa structure déviante, il semble justifié de considérer cette assise comme un voile universel (inné).

2. Un stade un peu plus avancé dont nous représentons une coupe médiane d'une forme plus longue, montre que nous avons affaire à un développement stipitocarpe (largeur près de la marge piléique  $390\mu\text{m}$ ). Tout en bas, sous le pied, se trouve le plectenchyme basal où les hyphes sont les plus larges ( $-8\mu\text{m}$ ). Les hyphes génératrices parallèles du pied n'ont qu'une largeur de  $2-4\mu\text{m}$  jusqu'en haut, mais là où la marge piléique se manifeste et dans la trame du futur piléus, les hyphes sont plus intriquées. La marge piléique consiste d'abord en un petit fascicule d'hyphes parallèles qui se courbent en dehors et vers le bas et qui percent rapidement le voile. Dans la partie droite de la coupe qui est représentée ici, les hyphes n'ont pas encore atteint la surface du voile, contrairement à ce qu'on voit dans la partie gauche. Sur la face supérieure arrondie, il y a beaucoup d'extrémités en massue d'hyphes (d.  $-8\mu\text{m}$ ) : ce sont les premiers éléments de la couverture cellulaire du futur chapeau. Quelques éléments en massue se trouvent également le long du pied, mais seulement en haut.

Fig. 1 : Sommet d'un très jeune primordium ; Fig. 2 : Piléus et partie supérieure du stipe d'un stade avancé ; Fig. 3 : Revêtement piléique dans un stade avancé.

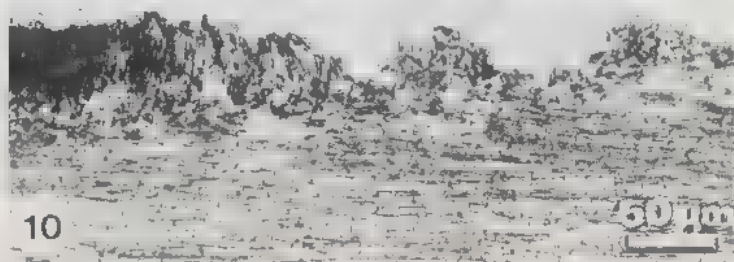
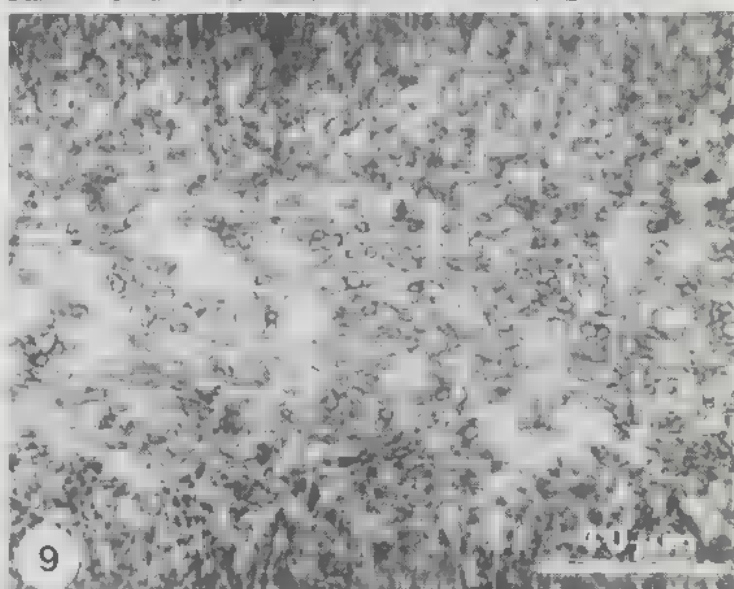
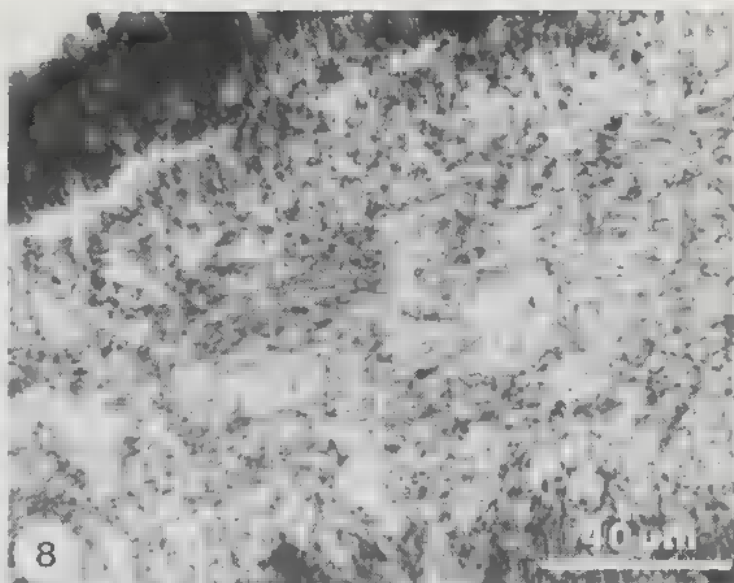


3. Un stade encore un peu plus avancé (fig. 5, largeur au niveau de la marge pileïque  $548\mu\text{m}$ ), montre que celle-ci a dépassé le voile tout autour de l'axe, mais les hyphes chromophiles, parallèles et dirigées en dehors, qui vont former l'hyménophore, sont encore couvertes du voile, ce que montre encore un peu plus en détail une photo à grossissement plus fort (fig. 6). Une coupe radiale de la couverture du chapeau (fig. 3), à un grossissement plus fort, montre que celle-ci ne représente pas un hyméniderme dans un sens propre, mais se compose de chaînes parallèles de cellules enflées qui s'élargissent de plus en plus vers le haut, la cellule supérieure ayant la forme d'un ballon ou d'une poire. Maints voiles universels accusent une telle structure rayonnante (*Amanita*, *Coprinus*), qui se présente parfois aussi dans le piléipellis (*Leucocoprinus*). Mais alors, elle se limite strictement à la surface du chapeau. Le voile, le long du pied, se transforme un peu plus tard, mais sous la palissade hyménienne on voit alors également sur le pied des groupes de cellules en ballon ou de petites chaînes de cellules enflées. Pour cette raison et aussi parce que le voile inné qui entourait dans les plus jeunes phases le sommet du primordium, n'est nullement repoussé pendant le développement, l'enveloppe du chapeau comme celle de la partie inférieure du stipe doivent plutôt être considérées comme des différenciations du voile universel. Mais les structures du voile sur le chapeau et sur les autres parties du primordium ne sont pas absolument les mêmes dans ce cas : nous avons rencontré d'autres exemples d'une telle différence topographique : *Chamaemyces fracidus* (Fr.) Donk (REIJNDERS, 1975 : 309-10, 313-14).

4. Les particularités vélaïres auxquelles nous venons de faire allusion se voient mieux dans un stade ultérieur (fig. 2, plus grande largeur du chapeau, 2,7 mm). Les lames adhèrent sur une grande étendue au pied; elles sont vraiment décurrentes (cf. MOSER 1978, pl. 49 d). Entre les lames, ce sont les palissades hyméniennes qui se poursuivent le long du stipe : cette partie renferme déjà, tout comme l'hyménium sous le chapeau, des basides mûres. Sous les palissades hyméniennes, on trouve les groupes de cellules enflées du voile; le passage est assez abrupt. Il faut donc qu'une zone très mince et limitée du voile à l'extérieur des palissades se soit oblitérée. Les figures 7 et 10 montrent les détails du voile pédiculaire, la fig. 10 l'endroit où il est contigu aux palissades hyméniennes, la fig. 7 les groupes à chaînes de cellules enflées : les pustules foncées sur le pied des exemplaires adultes.

Une coupe tangentielle du même stade avancé permet d'étudier la structure de la trame des lames. Dans les plis très jeunes, on observe déjà au milieu un faisceau d'hyphes dont l'orientation est axiale (donc dans la lame de haut en bas). Entre ce médiostrate et les palissades de l'hyménium se trouvent des assises assez larges dans lesquelles les hyphes très minces ( $d. \pm 2\mu\text{m}$ ) du médiostrate

Fig. 4 : Coupe médiane d'un jeune stade; Fig. 5 : Coupe médiane d'un stade un peu plus avancé; Fig. 6 : La marge pileïque du même stade (fig. 5) sous un grossissement plus fort; Fig. 7 : Le revêtement du stipe (voile) sous les palissades hyméniennes.



se déjettent vers l'extérieur, faisant ainsi preuve d'une structure divergente, mais dans ces couches lâches on observe également des hyphes intriquées à cellules très courtes dont la direction est indéterminée. Quoique les hyphes se serrent un peu sous les palissades, il n'y a aucune démarcation tranchée dans ces couches, de sorte qu'il est inévitable de les considérer dans leur totalité comme le sub-hyménium et non pas comme des strates latérales, selon la définition de SINGER. Le pli à la structure susmentionnée ■ été photographié (fig. 8) et il a une hauteur d'environ  $290\mu\text{m}$  et une largeur à la base (où il est le plus large, la forme étant triangulaire) de  $180\mu\text{m}$ ; le médiostate ■ une largeur de  $30-40\mu\text{m}$  et le subhyménium de  $15-20\mu\text{m}$ . Une telle trame est en principe d'emblée divergente mais le sub-hyménium est déjà présent dans les plus jeunes plis. Une modification secondaire s'observe quand les hyphes intérieures du médiostate commencent à s'intriquer à partir de la base de la lame, de sorte que cette partie centrale enchevêtrée, à hyphes un peu plus élargies, prend une forme triangulaire avec l'angle du sommet dirigé vers le bas. Quelques hyphes parallèles du médiostate initial sont écartées, mais elles restent provisoirement entre le sub-hyménium et la partie centrale du médiostate, formant ainsi un hyménopode. L'hyménopode naît presque toujours de la partie latérale du médiostate à hyphes parallèles, quand les cellules dans les hyphes centrales de celui-ci s'enflent. Dans ce cas, l'inflation est modérée; MOSER (1978 : B) parle de «ziemlich weitlumig» et de «pseudoparenchymatisch irregulär mit schwacher Längsorientierung» (hyménopode?). Nous avons photographié ce stade passager avec l'hyménopode (fig. 9); la hauteur de la lame était de  $760\mu\text{m}$ , la largeur à sa base de  $315\mu\text{m}$ , à sa tranche de  $90\mu\text{m}$ ; le diamètre des hyphes les plus larges était de  $7-8\mu\text{m}$  et la largeur de l'hyménopode de seulement  $8\mu\text{m}$ . Une étude comparative de la naissance de la trame des lames chez plusieurs genres d'Agaricales évolués, montre que la trame emmêlée secondaire dérive généralement de la trame régulière. *Hygrotrama atropuncta* se caractérise donc par une trame bien évoluée.

## CONCLUSIONS

Outre la structure particulière de la trame des lames, qui est surtout remarquable du point de vue de la position systématique de l'espèce en question, nous avons pu constater une angiocarpie primaire, à voile universel faible, sans doute mais indéniable. La couverture piléique celluleuse se compose de chaînes de cellules et représente une différenciation du voile plutôt qu'un piléipellis. Sous une forme plus réduite la même structure se trouve le long du stipe.

Pour dépister la présence des voiles, il faut examiner les primordiums dans un stade très jeune; les voiles sont typiquement des organes qui ne sont utiles que

Fig. 8 : Trame d'un jeune pli lamellaire; Fig. 9 : Trame d'une lame plus développée; Fig. 10 : La surface du stipe à l'endroit où les palissades hyméniennes et les touffes de poils vélaire ■ touchent.



dans les phases initiales, ce qui ne veut pas dire que l'on n'en retrouve rien sur les adultes. Mais il faut souvent se servir du microscope pour révéler ces restes éphémères. HESLER et SMITH (1963 : 101) nient l'existence d'un voile chez *Hygrotrama atropuncta*. Parmi les autres espèces de ce genre qu'ils décrivent, il y en a avec le pied d'abord couvert de flocons ou avec le pied pruveux ou fibrilleux en haut. De telles formations peuvent indiquer la présence d'un voile dans la jeunesse mais on l'ignore dans ces cas.

Les mêmes auteurs ont exclu de leur section *Hygrotrama* les espèces chez lesquelles la couverture piléique ne renferme que des cellules «cystidioïdes», mais parmi les espèces qu'ils admettent, il y en a quelques unes où le prétendu hyméniderme n'est pas toujours très serré, ou bien ils parlent même d'un trichoderme. MOSER (l. c., 6) fait remarquer que chez *Hygrotrama schulzeri* (Bres.) Sing. (= *Camarophylloopsis* Herink), le piléipellis renferme des cellules rondes, qui ne forment pourtant pas une couche continue.

Quant à la structure de la trame des lames chez ces espèces, KUHNER (l. c., 696) la traite d'une manière comparative et détaillée. Nous n'entrerons pas dans tous ces détails, mais il y a lieu de conclure que la structure définitive chez *Hygrotrama atropuncta* — structure à trame irrégulière née d'une trame régulière — représente le degré le plus évolué d'un échelon de formes de plus en plus similaires.

KUHNER (l. c., 697) énumère une série d'arguments en faveur de la position exceptionnelle et évoluée de *Hygrotrama* : l'absence de boucles chez presque toutes les espèces, la différenciation hyméniforme du revêtement piléique, les spores globuleuses et binuclées. D'après l'étude de l'ontogénie, on peut ajouter : la trame spécialisée des lames et la présence d'une angiocarpie primaire. Mais l'ontogénie révèle aussi des caractéristiques primitives : la stipitocarpie et la décurrence des lames. En somme, ce groupe ne semble pas être mal placé dans le voisinage des *Hygrophoraceae*.

On peut qualifier l'espèce de stipitocarpe et de monovélangiocarpe. La différenciation du revêtement piléique n'est que partiellement une structure propre au piléus; la dénomination hyméniderme n'est pas applicable dans ce cas.

#### BIBLIOGRAPHIE

- HESLER L.R. and SMITH A.H., 1963 — *North American species of Hygrophorus*. Knoxville : XIV + 416.
- KUHNER R., 1980 — *Les Hyménomycètes agaricoïdes*. Lyon : XVIII + 1027.
- MOSER M., 1978 — *Fungorum rariorum Icones coloratae*, Pars VII. Vaduz : 48.
- REIJNDERS A.F.M., 1963 — *Les problèmes du développement des carpophores des Agaricales et de quelques groupes voisins*. Den Haag : XV + 412.
- REIJNDERS A.F.M., 1975 — The development of three species of the *Agaricaceae* and the ontogenetic pattern of this family as a whole. *Persoonia* 8 : 307-319.
- SINGER R., 1975 — *The Agaricales in modern taxonomy*, 3d ed. Vaduz : VI + 912.